植物分类与资源学报 2015, 37 (4): 365~375
Plant Diversity and Resources DOI: 10.7677/ynzwyj201514134

天门冬科沿阶草族植物的系统学研究进展*

王广艳[1,2], 杨永平[2,3,4]**
(1 安庆师范学院生命科学学院, 安徽 安庆 246011; 2 中国科学院昆明植物研究所东亚植物多样性与生物地理学重点实验室, 昆明 650201; 3 中国科学院昆明植物研究所中国西南野生生物种质资源库, 昆明 650201; 4 中国科学院青藏高原研究所昆明部, 昆明 650201)

摘要: 文章从形态学、解剖学、微形态学、细胞学、分子系统学、生物地理学、基因组大小及植物资源开发利用等发面, 综述了沿阶草族植物系统学的研究进展, 旨在为今后沿阶草族的相关研究提供参考。
关键词: 沿阶草属; 山麦冬属; 球子草属; 沿阶草族; 系统学研究; 进展
中图分类号: Q 949 **文献标志码**: A **文章编号**: 2095-0845(2015)04-365-11

Advances in the Study of the Systematics of Ophiopogoneae in Asparagaceae

WANG Guang-yan[1,2], YANG Yong-ping[2,3,4]**
(1 *School of Life Sciences*, *Anqing Normal University*, Anqing, Anhui 246011, China; 2 *Key Laboratory for Plant Diversity and Biogeography of East Asia*, *Kunming Institute of Botany*, *Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650201, China; 3 *Germplasm Bank of Wild Species in Southwest China*, *Kunming Institute of Botany*, *Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650201, China; 4 *Institute of Tibetan Plateau Research at Kunming*, *Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650201, China)

Abstract: The systematic studies of the Ophiopogoneae in Asparagaceae were reviewed in respect of morphology, anatomy, micromorphology, cytology, molecular phylogenetics, biogeography, genome size, and exploiting and utilizing of plant resource, to provide reference for further studies on Ophiopongoneae.
Key words: *Ophiopogon*; *Liriope*; *Peliosanthes*; Ophiopogoneae; Systematic studies; Advances

沿阶草族 (Ophiopogoneae) 隶属于天门冬科 (Asparagaceae), 是一个多年生草本植物类群, 包括沿阶草属 (*Ophiopogon* Ker-Gawl.)、山麦冬属 (*Liriope* Lour.) 和球子草属 (*Peliosanthes* Andr.) 三属, 约 89 种, 主要分布于亚洲南部与东南部的广大热带、亚热带和温带地区。

沿阶草族植物的许多种类具有重要的观赏和药用价值。麦冬和山麦冬是广泛栽培的常见园林绿化植物, 通常植于乔木或灌木之下, 或者做草坪绿化用。该族植物具有较高的药用价值, 块根入药, 具止咳润肺之功效。有关沿阶草族植物的研究已涉及形态学、微形态学、细胞学、分子系统学、基因组大小以及生物地理学等各分支学科领域。本文拟对沿阶草族植物的研究历史和进展进行简要综述。

1 沿阶草族植物分类学研究进展

1.1 历史回顾

严格地说, 沿阶草族植物并不缺乏依据形态学所做的族范围及系统位置界定的研究, 但这些

* 基金项目: 国家自然科学基金 (41271058) 和国家重点基础研究发展计划 (2010CB951700)
** 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: yangyp@mail.kib.ac.cn
收稿日期: 2014-10-09, 2015-03-24 接受发表
作者简介: 王广艳 (1987-) 女, 博士研究生, 从事植物系统学与生物地理学研究。E-mail: wangguangyan0202@163.com

早期研究有一个共同特征，即这些分类系统并没有得到广泛地接受和认可。直到 2009 年，研究界方在 APG III（APG，2009）中对沿阶草族的系统位置达成共识，将其划分到天门冬科（Asparagaceae）。

早期的一些分类学家曾将沿阶草属、山麦冬属和球子草属归属到沿阶草科（Endlicher，1836；Meissner，1836，1843；Spach，1846；Conran，1989）。然而，每个学者并没有对其所使用的重要特征做出必要和详细的解释与说明。Lotsy 于 1911 年才将沿阶草科规范化为 Ophiopogonaceae（Lotsy，1911）。

子房位置和花被特征，曾被一些学者用来作为划分沿阶草族系统位置的依据。Bentham 和 Hooker（1883）和 Hooker（1892）根据该族子房半下位、花被宿存等特征，将该族与粉条菜属（*Aletris* Linn.）、虎尾兰属（*Sansevieria* Thunb.）等合并成血草科（Haemodoraceae）。

Krause（1930）基于长期的野外考察和大量的形态学研究，于 1930 年正式成立了沿阶草族，将沿阶草属、山麦冬属和球子草属划分到该族下，隶属于百合科（Liliaceae）。然而，Nakai（1936）曾将该族中的球子草属单独划分出来，为球子草科（Peliosanthaceae）。Thorne（1968，1976）在百合科下成立了沿阶草亚科（Ophiopogonoideae），将上述三属划分到该亚科之下。Takhtajan（1980）支持将三属分成两个族的观点，但将三属置于天门冬科。Dahlgren 和 Clifford（1982）和 Dahlgren 等（1985）支持将三属归属到沿阶草族，隶属于铃兰科（Convallariaceae）。

在基于传统形态学特征所做的沿阶草族各分类系统中，果实是一个用于划分界定各属级甚至族级分类群极为重要的特征。Hutchinson（1934，1959，1973）和 Melchior（1964）以沿阶草属和山麦冬属的果实为室背或室间开裂的蒴果而归属于沿阶草族，球子草属的果实为不规则开裂的浆果而归属到球子草族（Peliosantheae），隶属于百合科。汪发缵和唐进（1978）以沿阶草属、山麦冬属和球子草属三属“果实具薄的果皮，早期破裂而露出 1~3 颗种子”的共有特征，而将其置于沿阶草族，隶属于百合科。Takhtajan（1987）则将三属归入铃兰科的沿阶草亚科，认为这三个属的果实是一样的，均为早期开裂的蒴果，种子浆果状裸露，是一个比较自然的类群。

植物微形态特征，如叶表皮特征和花粉形态，是沿阶草族分类系统的另一个重要特征。戴伦凯和梁松筠（1991）和梁松筠和戴伦凯（1992）分别对沿阶草属、山麦冬属和球子草属三属的叶表皮特征和花粉形态进行了研究，支持将沿阶草属和山麦冬属划分到沿阶草族，球子草属划分到球子草族，隶属于百合科的沿阶草亚科。

随着 PCR 技术及 DNA 测序方法的发展，分子系统学蓬勃发展，越来越多的基因序列被获得并应用于系统发育的研究中。沿阶草族的系统位置得到分子系统学结果的支持，APG II（APG，2003）将该族划分到了假叶树科（Ruscaceae）。直到 APG III（APG，2009）最终将该族确立在天门冬科（表 1）。

1.2 存在的问题

沿阶草族植物物种变异较大且分化剧烈，地方特有性相当明显，花期较为分散，从而导致野外考察和采集极为困难。因此，前人对该族植物缺乏全面和系统的物种调查与标本采集。

1.2.1 沿阶草属（*Ophiopogon*）属下等级的划分

沿阶草属是 John Bellenden Ker-Gawler 于 1807 年根据 Graefer 采自日本长崎（1784 年）移栽到 Kew Garden 的 *Ophiopogon jaburan* Kunth Lodd. 而建立的新属（Ker-Gawler，1807）。全属记载约有 65 种，我国有 47 种，其中 38 种为我国特有种（杨永平和李恒，1990）。多数学者认为沿阶草属子房破裂，种子裸露成浆果状的特征较为独特，将其置于百合科中。也有学者将其划分到沿阶草科（Endlicher，1836；Meissner，1836，1843；Spach，1846；Conran，1989；Lotsy，1911）。Takhtajan（1980）将其并入天门冬科。Dahlgren 等（1985）和 Takhtajan（1987）以该属“无气生茎”，花药内向开裂，花两性，子房 3 室，浆果，子房上位等特征将其归入铃兰科。Rudall 等（2000a）基于形态和分子数据，认为该属属于假叶树科。APG II（APG，2003）将该属置于假叶树科之下。最终，APG III（APG，2009）将该属划分到天门冬科。

沿阶草属属下等级的系统分类在研究史上曾发生过较大地变化。Kunth（1850）在出版的

《Enumeratio Plantarum》第五卷中，将沿阶草属植物置于白饭树属（*Flueggea* Willd.）之下，把属于麦冬属的植物归属到沿阶草属之下，并根据花梗上关节的位置将沿阶草属分成两类。此划分被后来的研究证实不确切，如：他发表了 3 个新种 *Flueggea wallichiana* Kunth，*F. jacquemontiana* Kunth 和 *F. dubia* Kunth，前者的关节位于花梗顶部，后两个种关节位于中部，后人对三个种较详细地研究，结果却显示三个种同为间型沿阶草（*O. intermedius* D. Don）。Hooker（1892）对喜马拉雅地区的沿阶草属植物进行了研究，在《Flora of British India》中共记载了 9 个种和一些裸名，有些被后人合法化。他认为根和茎的形态是本属属下等级划分的重要性状，根据这两个性状将沿阶草属划分为两大类，这是沿阶草属属下系统分类的最早雏形。Rodriguez（1933）在编写《Flore Générale De L'Indo-China》的沿阶草属部分时，把该地区分布的 15 种植物按叶形和叶柄的有无分为两类。汪发缵和唐进（1978）依据叶片的形状和叶柄的有无将沿阶草属划分为沿阶草组（Sect. *Ophiopogon*）和宽叶组（Sect. *Peliosanthoides* Wang et Dai，sect. Nov.）（表 2）。杨永平和李恒

表 1　沿阶草族的范围及系统位置

Table 1　Previous systematic arrangements of tribe Ophiopogoneae

Endlicher，1836；Meissner，1836；Meisner，1843；Spach，1846；Conran，1989；Lotsy，1911	Bentham and Hooker，1883；Hooker，1892	Krause，1930；Wang and Tang，1978	Hutchinson，1934，1959；1973；Melchior，1964	Nakai，1936	Thorne，1968，1976
Ophiopogonaceae *Ophiopogon* *Liriope* *Peliosanthes*	**Haemodoraceae** *Ophiopogon* *Liriope* *Peliosanthes* *Aletris* *Sansevieria*	**Liliaceae** Ophiopogoneae *Ophiopogon* *Liriope* *Peliosanthes*	**Liliaceae** Ophiopogoneae *Ophiopogon* *Liriope* Peliosantheae *Peliosanthes*	**Ophiopogonaceae** *Ophiopogon* *Liriope* **Peliosanthaceae** *Peliosanthes*	**Liliaceae** **Ophiopogonoideae** *Ophiopogon* *Liriope* *Peliosanthes*
Takhtajan，1980	Takhtajan，1987	Dahlgren and Clifford，1982；Dahlgren，Clifford and Yeo，1985	Dai and Liang，1991；Liang and Dai，1992	APG II	APG III
Asparagaceae Ophiopogoneae *Ophiopogon* *Liriope* Peliosantheae *Peliosanthes*	**Convallariaceae** Ophiopogonoideae *Ophiopogon* *Liriope* *Peliosanthes*	**Convallariaceae** Ophiopogoneae *Ophiopogon* *Liriope* *Peliosanthes*	**Liliaceae** Ophiopogonoideae Ophiopogoneae *Ophiopogon* *Liriope* Peliosantheae *Peliosanthes*	**Ruscaceae** *Ophiopogon* *Liriope* *Peliosanthes*	**Asparagaceae** *Ophiopogon* *Liriope* *Peliosanthes*

表 2　沿阶草属属下分类

Table 2　The classification of *Ophiopogon*

汪发缵和唐进（1978）	杨永平和李恒（1990）	戴伦凯和梁松钧（1991）	张大明（1991）	Wang 等（2014）
沿阶草组 Sect. *Ophiopogon* 宽叶组 Sect. *Peliosanthoides*	茎花组 Sect. *Sarmentosi* 具柄系 Ser. *Sarmentosi* 无柄系 Ser. *Yunnanenses* 散生系 Ser. *Chloopsis* 葶花组 Sect. *Ophiopogon* 宽叶系 Ser. *Peliosanthoides* 禾叶系 Ser. *Ophiopogon*	沿阶草组 Sect. *Ophiopogon* 匍茎亚组 Subsect. *Peliosanthoides* 沿阶草亚组 Subsect. *Ophiopogon* 簇生叶组 Sect. *Fasciculatis* 宽叶亚组 Subsect. *Latifolii* 禾叶亚组 Subsect. *Graminifolii* 连药组 Sect. *Synantheri* 拟山麦冬组 Sect. *Bodinieri*	支持杨永平和李恒（1990）的分类系统	支持汪发缵和唐进（1978）的分类系统

(1990) 根据花序的着生位置和叶片的形状将沿阶草属划分成 2 个组 5 个系，即：(1) 茎花组 Sect. *Sarmentosi* H. Li et Y. P. Yang：1) 具柄系 Ser. *Sarmentosi* H. Li et Y. P. Yang，2) 无柄系 Ser. *Yunnanenses* H. Li et Y. P. Yang，3) 散生系 Ser. *Chloopsis* (Bl.) H. Li et Y. P. Yang；(2) 葶花组 Sect. *Ophiopogon*：4) 宽叶系 Ser. *Peliosanthoides* Wanget Tang H. Li et Y. P. Yang，5) 禾叶系 Ser. *Ophiopogon* (表 2)。戴伦凯和梁松筠 (1991) 根据叶片表皮特征和外部形态性状，将沿阶草属划分为 4 个组和一些亚组，即：(1) 沿阶草组 Sect. *Ophiopogon*：1) 匍茎亚组 Subsect. *Peliosanthoides* (Wang et Dai) Dai et Liang，2) 沿阶草亚组 Subsect. *Ophiopogon*；(2) 簇生叶组 Sect. *Fasciculatis* Dai et Liang：1) 宽叶亚组 Subsect. *Latifolii* Dai et Liang，2) 禾叶亚组 Subsect. *Graminifolii* Dai et Liang；(3) 连药组 Sect. *Synantheri* Dai et Liang，(4) 拟山麦冬组 Sect. *Bodinieri* Dai et Liang (表 2)。前人在对沿阶草属属下等级划分的研究时，取样不全，如该属的集中分布区 (中国西南地区) 的样品甚少。

沿阶草属植物适应性很强，在热带雨林、亚热带阔叶林、温带混交林下以及较为干旱的草坡、灌丛和路边均有分布，尤以石灰山地区种类最为丰富，而分布海拔范围可从 100 m 到 3 750 m 之间。在如此多样化的环境下，沿阶草属植物形态分化变异非常大 (张大明，1991)。一些种类的形态性状在居群间存在连续交叉和反复组合，种类界定十分困难。因此，需要通过野外调查和采集大量标本，在形态变异进行统计分析的基础上，对整个属的系统与进化作全面、深入地研究后，方可做出合理的修订。沿阶草属在种的确立上也存在较大分歧，主要因某些分布在不同生境的同源种所产生的形态变异所致，如：间型沿阶草叶的宽窄、花的大小等特征变化较大，过去曾被一些学者分为不同的种，种下也划分成许多变种；麦冬植物体态变化也较大，叶丛的疏密、叶的宽狭、花葶的长短时有明显差异等。该属多种在形态上具有较大地相似性，为鉴定的准确性带来一定困难。

1.2.2 山麦冬属 (*Liriope*) 属下等级的划分

山麦冬属是 João de Loureiro 于 1790 年在东南亚采集的植物写成 “Fl. Cochinchinensis” 而发表的新属 (Loureiro，1790)。全属记载约有 8 个种，我国有 6 个种，其中 3 种为我国特有种 (杨永平，1989)。

张大明 (1991) 在对沿阶草族的全面相似性聚类分析中，将该属与沿阶草属的葶花组聚为一群，进而根据核型和分枝方式也将该属与沿阶草属的葶花组聚为一群，并认为该属不宜作进一步分裂，以避免在这个族内分组或系的人为性，及组 (或系) 之间的不等价性。至今，尚未有人对该属作进一步分组或系的处理。

1.2.3 球子草属 (*Peliosanthes*) 属下等级的划分

球子草属是 H. C. Andrews 于 1810 年根据由印度引进英格兰的一种植物而发表的新属 (Andrews，1810)。全属记载约有 16 个种，我国有 6 个种，其中 5 种为我国特有 (杨永平和李恒，1990)。

Jessop (1976) 曾把球子草属归并为簇花球子草 (*Peliosanthes teta* Andr.) 这一个种，但他并没有观察分布于喜马拉雅南部和中国南部的种类，而忽略了茎的分枝方式。所以，基于茎的分枝方式这一性状，将球子草属归并为一个种的分类是不合理的。张大明 (1991) 将该属以分枝方式分为两个群，即以匍匐球子草 (*P. sinica* Wang et Tang) 为代表的单轴分枝群，和以簇花球子草 (*P. teta*) 为代表的合轴分枝群。至今，尚未有人对该属作进一步分组或系的处理。

2 形态学研究进展

沿阶草属 (*Ophiopogon*) 和山麦冬属 (*Liriope*) 在外部形态特征上较为相似，球子草属 (*Peliosanthes*) 与该两属在外部形态上则具有较显著的区别。三属的区别主要表现在花部的结构特征上：*Ophiopogon* 的花梗下弯，花被片分离或稍合生，花丝较花药短、基部扩大；*Liriope* 的花梗直立，花被片分离，花丝较花药长、分离；*Peliosanthes* 花梗直立，花被片基部合生，花丝合生 (汪发缵和唐进，1978)。

一些学者根据大量的野外考察和标本查阅，对 *Ophiopogon* 的根、茎、叶等器官做了详细地分类，并总结了其演化规律。杨永平 (1989) 将 *Ophiopogon* 的根分为两类：一类是根生于茎基部或从匍

匐状茎节上发出的气生根，较粗壮，分枝少、被褐色或白色绒毛，无肉质小块根；另一类是根从短粗的根状茎发出，细长、多分枝、近末端有时膨大成肉质小块根。茎和根状茎，两者具有紧密的联系：茎长而匍匐于地面的类群根状茎多不发达或无，而茎短的类群根状茎粗厚甚至呈块状。叶和叶柄归为两类：一类是宽叶形，叶长圆或长圆状披针形等，具明显的叶柄；另一类是禾叶型，叶为禾叶状、线形或带状，基部渐收狭成不明显的柄，边缘为膜质。花序类型也归为两类：一类是单总状花序，花序轴每节具单花；另一类是簇生总状花序，花序轴基部每节具数朵花簇生。

杨永平和李恒（1990）对 *Ophiopogon* 植物各器官进行了全面的分析，发现一些有规律性变异的性状，认为 *Ophiopogon* 植物的系统演化趋势为：花序由茎上部着生到着生于花葶上，根由粗壮、木质化到多分枝并局部肉质化，根状茎由无或不发达到粗厚，叶由簇生到散生最后为丛生，叶片由宽叶具柄到禾叶无柄。

张大明（1991）指出沿阶草族的子房在受精后的几天中，即被长大的胚珠撑破，沿周边或不规则的破裂，种子裸露；沿阶草族植物的茎有两种分枝方式：一是单轴分枝，主茎连续生长，花序由每年新出叶的叶腋中抽出，茎不增粗，即使浅埋于地下亦成茎状，沿节生根，如：*Ophiopogon dracaenoides*（Baker）Hook. f. 等；二是合轴分枝，具发达的走茎，该类型的植物地面部分的寿命虽仅 1~2 年，但由于具发达的走茎，常可形成成片的株丛，甚至大集落，如：*O. japonicas*（L. f.）Ker-Gawl.，*O. clavatus* C. H. Wright，*Liriope spicata* Lour. 和 *L. graminifolia*（L.）Baker；沿阶草族的花葶，具有长而直立的一类和短而弯曲的一类，前者主要见于 *Ophiopogon*、*Liriope* 和 *Peliosanthes* 的合轴分枝类，后者见于 *Ophiopogon* 单轴分枝类；*Ophiopogon* 和 *Liriope* 大部分种叶背面具明显的气孔带形成的白色或浅绿色条纹，*Peliosanthes* 叶背无这种结构；*Ophiopogon* 和 *Liriope* 新出叶边缘具一干膜质的鞘状结构，而 *Peliosanthes* 叶边缘缺少这种鞘状结构或很不明显；*Peliosanthes* 的叶具横脉，叶常沿叶脉折叠成折扇状，不同于 *Ophiopogon* 和 *Liriope*；最终，他总结沿阶草族的形态特征具有如下演化趋势：1）花：花被片由离生到合生，副花冠由无到有，胚珠每室由多到少，花丝由短粗到细长，苞片由多到少，每总苞片腋中花的朵数由多到少，花葶由长而直立到短而弯曲；2）茎：由单轴分枝到合轴分枝，由茎细长而均匀、不增粗到增粗成块状、姜状，走茎由无到有；3）叶：由宽、卵圆形、具叶柄到窄、禾叶状、无叶柄，着生方式由簇生（具空节）到散生（无空节），由无气孔带到具气孔带，由无膜质鞘到具膜质鞘，寿命由长到 1～2 年寿命；4）根：由无块根到可膨大成块根，由具木质化支柱根到不具这种根，由无收缩根功能到具收缩根功能，由粗、具白毛、分支少到细长、无白毛、分支多；同时，他还提出沿阶草族由球子草群和沿阶草-山麦冬群两大类群组成，*Liriope* 仅是与 *Ophiopogon* 一个组（葶花组）并列的分类单元，其内部分化较小，而 *Ophiopogon* 则较大；并支持杨永平和李恒（1990）的分类系统。

3　解剖学研究进展

结构解剖学的研究结果对植物类群的划分和判断也是一个重要的证据，同时由于植物诸性状在形态演化上增长度的相异性（匡可任和石铸，1979），即在不同器官之间存在着演化的不同步性易造成系统分类上的困难。关于沿阶草族的解剖学研究仅限于该族植物的子房和叶片，而且子房的着生位置被认为是沿阶草属（*Ophiopogon*）和山麦冬属（*Liriope*）主要的区别性状之一。Jessop（1979）曾认为球子草属（*Peliosanthes*）和 *Ophiopogon* 子房具有由上位到下位的各种类型，但他未具体指出这些不同类型涉及到哪些种。汪发缵和唐进（1978）认为 *Ophiopogon* 的子房半下位，*Liriope* 的子房上位，*Peliosanthes* 的子房半下位。张大明（1991）则指出 *Ophiopogon* 具有半下位和下位两种子房着生位置，*Liriope* 具有上位和半下位两种子房着生位置，而 *Peliosanthes* 均为半下位子房；同时他也指出子房的着生位置不仅在属内有不同样式，在种内也有变异，如：*Ophiopogon japonicus* 具有半下位和下位两种类型。Broussard（2007）对沿阶草族的子房进行了解剖，认为 *Ophiopogon* 的子房半上位，*Liriope* 的子房下位，*Peliosanthes* 的子房半周位。综上所述，前人对沿阶草族子房位置的研究，不同学者具有不同

的观点，不仅种间存在变异，种内也具有变异，因此不宜作为沿阶草族系统分类的依据。

Culter（1992）对沿阶草族植物的叶片进行了解剖学研究，发现在远轴面叶脉间的表皮细胞上的微乳突在 *Ophiopogon* 和 *Liriope* 较为常见，而在 *Peliosanthes* 中较罕见；同时也发现 *Ophiopogon* 和 *Liriope* 的维管束中，远离叶片边缘的大的或中等大小的束能够旋转，木质部两极向着中脉方向旋转，而 *Peliosanthes* 的维管束较少。对沿阶草族植物叶片解剖学的研究尚少，还有待于进一步地探讨。

4 微形态学研究进展

4.1 叶表皮

叶表皮及叶结构特征作为一个重要的分类和系统演化性状，已普遍运用于多个类群的属间关系探讨研究，并取得较好效果（Chen 和 Zhang，1991；Wilkinson，1992；Hong 等，2001；Ren 等，2003；Lu 等，2005；Li 等，2005；Yang 等，2006）。叶表皮特征已经成功地为沿阶草族植物的划分提供了有利的帮助。戴伦凯和梁松筠（1991）在扫描电镜和光学显微镜下观察了沿阶草属（*Ophiopogon*）、山麦冬属（*Liriope*）和球子草属（*Peliosanthes*）三属的叶表皮形态，认为 *Peliosanthes* 是最为进化的属，*Ophiopogon* 较 *Liriope* 进化；并将这三个属归属于沿阶草亚科，而分属于两个族，将 *Ophiopogon* 和 *Liriope* 划分到沿阶草族，而将 *Peliosanthes* 划分到球子草族；总结这三属的植物器官具有如下演化趋势：子房上位到子房半下位，花丝分离、基部不增粗到花丝分离、基部增粗和花丝合生成内弯的环，花被片离生到花被片基部合生，叶禾叶状到叶具各种形状，叶表皮为无气孔带类型到无角质突起类型（具气孔带）到具角质突起类型。因此，叶表皮特征可以作为沿阶草族归类的重要证据。

4.2 孢粉学

17 世纪末显微镜的发明，为孢粉学的发展奠定了基础。额尔特曼早在 1962 年对沿阶草属（*Ophiopogon*）、山麦冬属（*Liriope*）和球子草属（*Peliosanthes*）三属的花粉形态进行了报道。Radulescu（1973）在对广义百合科花粉形态的研究中，仅报道了 *Ophiopogon jaburan* Kunth Lodd. 的花粉形态。王伏雄等（1995）首次报道了 *Ophiopogon* 中 *O. grandis* W. W. Smith 的花粉形态，该种的花粉极面观为椭圆形，大小为 29（26.5–34）× 40（37–44.5）μm，具远极单沟，外壁薄，外层厚于内层，表面具细网状雕纹，雕纹至沟边变细；并首次报道了 *Liriope* 中 *Liriope spicata* 的花粉形态，该种的花粉极面观为长椭圆形，大小为 22（16–23.5）× 32.5（29–37）μm，具远极单沟，外壁两层，外层稍厚，表面具模糊的细网状雕纹。然而，上述研究均未涉及有关花粉外壁纹饰和结构系统的报道。直到 1992 年，梁松筠和戴伦凯才对沿阶草族的花粉形态进行了较为全面的研究，在扫描电镜和透射电镜下观察了三属的花粉形态以及外壁结构，发现花粉的外壁纹饰和结构分为两类：一类是皱波状，具穿孔类型，*Liriope* 和 *Ophiopogon* 属于此类型，其外壁外层具有覆盖层、柱状层和基层、内层不明显，内壁明显；另一类是瘤状突起类型，*Peliosanthes* 属于此类型，其瘤状突起大小不均，外壁外层无覆盖层，柱状层为大小不均的小柱，内层不明显，内壁明显；并支持他们于 1991 年提出的 *Peliosanthes* 是三属中最为进化的类群，将 *Ophiopogon* 和 *Liriope* 划分到沿阶草族，而将 *Peliosanthes* 划分到球子草族的观点。因此，花粉形态也可以作为沿阶草族归类的重要证据。

5 细胞学研究进展

染色体数目可以体现自然进化的进程及方向，为植物进化和系统发育研究提供有价值的信息。沿阶草族的细胞学研究始于 20 世纪早期。Shimotomai（1927），Matsuura 和 Suto（1935），Sato（1942），Oinuma（1944，1946，1949）以及 Nagamatsu 和 Noda（1964）对该族的染色体进行了零星报道。杨永平等（1990）对沿阶草属（*Ophiopogon*）18 个种，山麦冬属（*Liriope*）和球子草属（*Peliosanthes*）各 1 种的核型分析研究发现，三属的染色体基数均为 $x=18$；通过沿阶草族植物的核型和地理分布推测 *Peliosanthes* 可能是相对进化的类群，*Ophiopogon* 是热带起源的，我国云南南部、东南部及广西西南部可能是该属的起源中心；另外，种内核型变异明显和种内多倍化现象从侧面说明起源地也是多样化的中心，起源中

心和演化中心相互重叠。随后，张大明于 1991 年对沿阶草族三属 37 个种的染色体数目、基数及核型不对称性作了研究，首次报道了 B 染色体的存在和染色体基数 $x=17$ 为异基数；还发现 *Ophiopogon* 属内存在种内多倍化和多倍化种现象，但种内多倍化在形态上尚无明显分化，故此他认为这些种内多倍化是近期发生、尚处于物种分化初期阶段的新类型，并提出喜马拉雅-横断山脉到川西、川南一带是 *Ophiopogon* 和 *Liriope* 的近代分化中心。近来，Wang 等（2013）基于前人的研究，对沿阶草族植物进行了更为全面系统地取样，其中包括 *Ophiopogon* 26 个种，*Liriope* 2 个种，*Peliosanthes* 5 个种，研究结果显示：*Ophiopogon* 具有二倍体、四倍体和六倍体三种倍性；指出 *Ophiopogon* 和 *Liriope* 的染色体均由正中部、中部、近中部和近端部着丝点组成，其中近端部着丝点仅存在于 4 个种（*Ophiopogon chingii* Wang et Tang var. *glaucifolius* Wang et Dai，*O. platyphyllus* Merr. Et Chun，*O. megalanthus* Wang et Dai，*O. bodinieri* Levl. var. *pygmaeus* Wang & Dai）中，*Peliosanthes* 的染色体由正中部、中部和近中部着丝点组成；*Ophiopogon* 的染色体长度、臂比值、不对称性程度的变异很大；不同种和相同种的不同居群核型不对称性的变异可能与其不同的生境条件相关；支持杨永平等（1990）提出的云南南部和东南部以及广西西南部可能是 *Ophiopogon* 的起源和多样化的中心和 *Peliosanthes* 是相对进化类群的观点。综上所述，对沿阶草族细胞学的研究已较为深入，为今后生物地理学工作的开展做了很好的铺垫。

6 分子系统学研究进展

目前，分子生物学手段已被广泛应用于植物系统发育的研究中，那么对沿阶草族植物系统学展开分子水平的研究也为必然趋势。之前，由于沿阶草族植物内分化剧烈，加之早期的形状描述不准确和材料取样不足，仅基于形态、微形态和细胞层面对该族植物系统划分还存在很大的争议。有关沿阶草族分子系统学的研究有四项：一是 Rudall 等（2000a）通过分子与形态相结合的方法对广义假叶树科进行的研究；二是 Tamura 等（2004）利用 *mat*K 和 *rbc*L 序列对单子叶植物分子系统发育的研究；三是 Kim 等（2010）通过对 18S DNA、*mat*K 和 *rbc*L 序列的测定对广义假叶树科和天门冬目中相关科的分子系统发育的研究；四是王广艳等（2014）利用核基因（ITS）和叶绿体基因（*psb*A-*trn*H、*mat*K、*rbc*L 和 *trn*L-F）对天门冬科沿阶草族植物分子系统发育的研究。

Rudall 等（2000）的研究结果显示沿阶草属（*Ophiopogon*）和山麦冬属（*Liriope*）互为姊妹类群，而球子草属（*Peliosanthes*）与该分支较远，且位于假叶树科和铃兰科之间。Tamura 等（2004）的研究结果显示 *Liriope* 与 *Peliosanthes* 互为姊妹类群，*Ophiopogon* 与该分支近缘，隶属于假叶树科。Kim 等（2010）的研究结果显示 *Ophiopogon* 与 *Liriope* 互为姊妹类群，*Peliosanthes* 与该分支近缘。以上研究仅仅是对三属的属间关系以及系统位置的研究，并未解决 *Ophiopogon* 属内的系统关系问题。直到 Wang 等（2014）才对三属的属间关系及属内的系统发育关系进行了较为系统地研究，结果显示：沿阶草族是自然的单系类群；*Ophiopogon*、*Liriope*、*Peliosanthes* 三属各自为单系类群，支持汪发缵和唐进（1978）将 *Ophiopogon* 分成沿阶草组（Sect. *Ophiopogon*）和宽叶组（Sect. *Peliosanthoides* Wang et Dai，sect. nov.）的分类系统；*Ophiopogon* 做了如下的分类学修订，建议将 *Ophiopogon lancangensis* H. Li et Y. P. Yang，*O. multiflorus* Y. Wan 和 *O. longibracteatus* H. Li et Y. P. Yang 划分到沿阶草组（Sect. *Ophiopogon*），*O. mairei* Lévl.，*O. latifolius* Rodrig.，*O. szechuanensis* Wang et Tang，*O. platyphyllus*，*O. revolutus* Wang et Dai，*O. zingiberaceus* Wang et Dai，*O. corifolius* Wang et Dai，*O. megalanthus*，*O. intermedius* D. Don，*O. clarkei* Hook. f. 和 *O. yunnanensis* S. C. Chen 均为过渡类群，将 *O. marmoratus* Pierre ex Rodrig.，*O. sylvicola* Wang et Tang 和 *O. dracaenoides*（Baker）Hook. f. 归属到沿阶草组（Sect. *Ophiopogon*），*O. tsaii* Wang et Tang 归属到宽叶组（Sect. *Peliosanthoides* Wang et Dai，sect. nov.）。然而，该族还存在以下系统学问题有待进一步探讨：1）*Ophiopogon*、*Liriope* 和 *Peliosanthes* 三属呈平行关系，它们之间的系统发育关系问题尚有待考证；2）叶绿体联合序列构建的系统发育树分辨率不高，不能很好地解决属内的系统发育关

系，将筛选分辨率高的片段作进一步研究；3）核基因树和叶绿体基因树存在着显著的冲突，其原因是由于杂交和基因渐渗，杂交现象仅从细胞层面提出，需进一步通过分子的方法来进行验证。

7 基因组大小研究进展

流式细胞术作为一项高效的检测技术，目前在植物研究中最广泛的应用是检测细胞核 DNA 含量和倍性水平（田新民等，2011）。前人对沿阶草族基因组大小的报道较少。Bennett（1972）使用显微光密度计测得 *Liriope muscari* Bailey 的 2C-值为 21.10 pg；Bharathan 等（1994）使用流式细胞仪（Elite model，Coulter Electronics，Hialeah，FL）测得 *Ophiopogon japonicus* 和 *L. spicata* 的 2C-值分别为 21.00 pg 和 25.60 pg；Zonneveld 等（2005）使用流式细胞仪（Partec CA-3000）估测 *O. japonicus* 的 2C-值为 21.60 pg。Lattier 等（2014）对沿阶草属（*Ophiopogon*）5 个种，山麦冬属（*Liriope*）8 个种的 2C-值进行了估测。王广艳（2014）对沿阶草族植物基因组大小进行了较为系统全面地研究，结果显示：球子草属（*Peliosanthes*）的基因组最高，*Ophiopogon* 的次之，*Liriope* 的最低，沿阶草组的基因组高于宽叶组；*Ophiopogon* 的基因组大小变异较大，是由于多倍化造成；*Ophiopogon* 的 1Cx-值随倍性水平的增加降低；*Ophiopogon* 种内不同居群的基因组大小发生变异；沿阶草族的 2C-值与染色体长度呈极显著的正相关关系；*Ophiopogon* 的 2C-值与倍性水平呈极显著的正相关关系；*Ophiopogon* 的基因组大小与海拔不相关。综上所述，基因组大小与细胞学、分子系统学的结合是沿阶草族系统学研究新的突破，为将来进一步的研究奠定了基础。

8 生物地理学研究进展

目前，对沿阶草族生物地理学方面的研究仅仅是从细胞学层面来阐述。杨永平（1989）将沿阶草属（*Ophiopogon*）分为 3 个分布区类型 9 个变型，并提出 *Ophiopogon* 植物沿西北和东北两条途径向北迁移和扩散，一条可能沿澜沧峡谷向西北方向迁移到喜马拉雅东部，另一条可能从起源地沿东南区和广西西南部经由贵州西北部到华中地区。随后，杨永平（1990）基于细胞学的研究又提出 *Ophiopogon* 是热带起源的，我国云南南部、东南部及广西西南部可能是该属的起源中心，另外，种内核型变异明显和种内多倍化现象从侧面说明起源地也是多样化的中心，起源中心和演化中心相互重叠。张大明（1991）在对沿阶草族植物的细胞学进行研究时，提出喜马拉雅-横断山脉到川西、川南一带是 *Ophiopogon* 和山麦冬属（*Liriope*）的近代分化中心。综上，沿阶草族生物地理学的研究缺乏最新的分子生物学证据来进行推算，且前人的取样范围较窄，这些假说亟待全面验证。因此，关于沿阶草族生物地理学的研究是今后研究的重点。

9 有关沿阶草族植物资源开发利用的研究进展

沿阶草族植物不但具有极宝贵的学术研究意义，还具有广泛和重要的应用价值。

9.1 园林方面的应用

在实际应用中，“麦冬”是以麦冬为名的百合科沿阶草族沿阶草属（*Ophiopogon*）和山麦冬属（*Liriope*）植物，据调查统计，以麦冬为名的植物现已超过 30 种（包括变种）（王冠明等，2010）。很多种类具有较高的绿化价值，具有常绿、耐阴、耐寒、耐旱、抗病虫害、竞争能力强等多种优良性状。诸多种类如银边麦冬（*Ophiopogon intermedius* cv. *Argenteo-marginatus*）、金边阔叶麦冬（*Liriope platyphylla* Wang et Tang var. *variegate* Hort.）和黑麦冬（*O. planiscapus* ‘*nigrescens*’）等极具观赏价值，既可以用来进行室外绿化，又是不可多得的室内盆栽观赏佳品，其开发利用潜力巨大。山麦冬也是常见的园林绿化植物，同麦冬一样均可做草坪绿化。

9.2 化学成分的研究及药用价值

近年来的研究表明，麦冬除了可做园林绿化和观赏外，又因其本身含有的化学成分而具有更多的生物活性，如含有甾体皂苷、多糖、高异黄酮类、氨基酸、街体皂昔和高异黄酮等成分（杨志等，1987a，b；齐建红等，2008），从而具有养阴生津、润肺清心之效，用于肺燥干咳，虚痨咳嗽，津伤口渴，心烦失眠，内热消渴，以及咽白喉等（钱忠直等，2005）；麦冬还具有抗心肌缺

血、抗血栓形成、耐缺氧、降血糖、抗衰老、对免疫系统、抗肿瘤及抗辐射等作用（林晓等，2004）。姜状沿阶草（*Ophiopogon zingiberaceus*）的根状茎可供药用，长茎沿阶草（*O. chingii* Wang et Tang）在民间有时用全草捣烂外敷治脓疮（汪发缵和唐进，1978）。山麦冬（*Liriope spicata*）具有养阴生津，润肺清心之效，可用于肺燥干咳，虚痨咳嗽，津伤口渴，以及心烦失眠（钱忠直等，2005）。禾叶山麦冬（*L. graminifolia*）和矮小山麦冬（*L. minor*（Maxim.）Makino）的小块根也可作麦冬用（汪发缵和唐进，1978）。大盖球子草（*Peliosanthes macrostegia* Hance）具有祛痰止咳、疏肝止痛之功效，主要用来治疗咳嗽痰稠、胸痛、肋痛、跌打损伤、小儿疳积等（张惠源，1994）。

10 结束语

从以上 9 个方面综述性回顾中，可以看出沿阶草族已在各分支学科取得了显著性成果。但是，沿阶草属（*Ophiopogon*）的系统分类问题仍是研究的重中之重，为澄清核基因与叶绿体基因的冲突问题，还需增加分辨率高的片段来进行进一步的分析。关于沿阶草族的起源及分化的研究仅在细胞层面上进行了阐述，推测了其可能的起源地。今后有必要从沿阶草族及近缘类群的框架内用更新的方法来推算它们的起源时间、分化时间以及植物的迁移历史。

〔参 考 文 献〕

额尔特曼，1962. 花粉形态与植物分类［M］. 北京：科学出版社

匡可任，石铸，1979. 植物演化形态学问题［M］. 青海省科学技术协会，49—59

林晓，周强峰，徐德生，2004. 麦冬药理作用研究进展［J］. 上海中医药杂志，**38**（6）：59—61

钱忠直，齐平，王国荣，2005.《中国药典》2005 年版（一部）品种主要增修订情况［J］. 中国药品标准，**6**（1）：25—30

汪发缵，唐进，1978. 百合科［M］. 中国植物志，**15**：130—164

王伏雄，钱南芬，张玉龙等，1995. 中国植物花粉形态（第二版）［M］. 北京：科学出版社

王广艳，2014. 天门冬科沿阶草族植物的系统学研究［D］. 云南：中国科学院昆明植物研究所

杨永平，1989. 云南沿阶草属植物的分类地理分布和系统发育［D］. 云南：中国科学院昆明植物研究所

杨志，肖蓉，肖倬殷，1987a. 川产麦冬化学成分的研究（I）［J］. 华西药学杂志，**2**（2）：57

杨志，肖蓉，肖倬殷，1987b. 川产麦冬化学成分的研究（II）［J］. 华西药学杂志，**2**（3）：121

张大明，1991. 沿阶草族的染色体研究及系统学问题的探讨［D］. 北京：中国科学院植物研究所

张惠源，张志英，岳俊三，1994. 中国中药资源志要［M］. 北京：科学出版社

Andrews HC，1810. Description and plate of *Commersonia dasyphylla* Andrews［J］. *The Botanist's Repository*，**9**：117—119

APG，2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants：APG II［J］. *Botanical Journal of the Linnean Society*，**141**：399—436

APG，2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants：APG III［J］. *Botanical Journal of the Linnean Society*，**161**：105—121

Bennett MD，1972. Nuclear DNA content and Minimum generation time in Herbaceous plants［J］. *Proceedings of the Royal Society B：Biological Sciences*，**181**（1063）：109—135

Bentham G，Hooker JD，1883. Cladistic analyses of some netveined Liliiflorae［J］. *Plant Systematics and Evolution*，**168**：123—141

Bharathan G，Lambert G，Galbraith DW，1994. Nuclear DNA content of monocotyledons and related taxa［J］. *American Journal of Botany*，**81**（3）：381—386

Broussard MC，2007. A horticultural study of *Liriope* and *Ophiopogon*：Nomenclature，morphology，and culture［D］. United Sates：Louisiana State University

Chen ZD，Zhang ZY，1991. A study on foliar epidermis in Betulaceae［J］. *Acta Phytotaxonomica Sinica*，**29**：156—163

Conran JG，1989. Cladistic analyses of some netveined Liliiflorae［J］. *Plant Systematics and Evolution*，**168**（3-4）：123—141

Cutler DF，1992. Vegetative anatomy of Ophiopogoneae（Convallariaceae）［J］. *Botanical Journal of the Linnean Society*，**110**（4）：385—419

Dahlgren RMT，Clifford HT，1982. *The Monocotyledons：a Comparative Study*［M］. London：Academic Press

Dahlgren RMT，Clifford HT，Yeo PF，1985. *The Families of the Monocotyledons*［M］. Berlin：Springer-Verlag

Dai KL（戴伦凯），Liang SY（梁松筠），1991. Epidermal features of leaves and their taxonomic significance in subfamily Ophiopogonoideae（Liliaceae）［J］. *Acta Phytotaxonomica Sinica*（植物分类学报），**29**（4）：335—346

Endlicher S，1836. *Genera Plantarum*［M］. Vindobonae：Apud Fridericum Beck Universitatis Bibliopolam

Hong YP，Pan KY，Chen ZD *et al.*，2001. Characters of leaf epidermis and their systematic significance in Menispermaceae［J］. *Acta Botanica Sinica*，**43**（6）：615—623

Hooker JD，1892. Liliaceae：*Ophiopogon* Ker-Gawl.［J］. *Flora of British India*，**6**：267—270

Hutchinson J，1934. *The Families of Flowering Plants*，*Vol. II*，*Mono-Cotyledons*［M］. *The Indian Forester*，**60**：858—859

Hutchinson J, 1959. *The Families of Flowering Plants. Vol. II. Monocotyledons* [M]. Oxford: Clarendon Press

Hutchinson J, 1973. *The Families of Flowering Plants: Arranged According to a New System Based on Their Probable Phylogeny* [M]. Oxford: Clarendon Press

Jessop JP, 1976. Revision of Peliosanthes (Liliaceae) [J]. Blumea, **23**: 141—159

Jessop JP, 1979. Flora malesiana: series 1. Spermatophyta. Flowering plants: vol. 9, part 1. Revisions. Liliaceae: 1 [J]. *Leyden, Foundation Flora Malesiana*, **8**: 189—235

Ker Gawler JB, 1807. *Ophiopogon japonicus* in Sims [J]. *Botanical Magazine*, **27**: 1063

Kim JH, Kim DK, Forest F *et al.*, 2010. Molecular phylogenetics of Ruscaceae *sensu lato* and related families (Asparagales) based on plastid and nuclear DNA sequences [J]. *Annals of Botany*, **106** (5): 775—790

Krause K, 1930. *Liliaceae* [M]. *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*, **15**: 227—386

Kunth CS, 1850. *Enumeratio Plantarum*, Vol. 5 [M]. Cotta: Stuttgart

Lattier JD, Ranney TG, Fantz PR *et al.*, 2014. Identification, Nomenclature, Genome Sizes, and Ploidy Levels of *Liriope* and *Ophiopogon* Taxa [J]. *HortScience*, **49**: 145—151

Li AH, Guan KY, Wang ZL, 2005. Characters of leaf epidermis in genus *Sauromatum* (Araceae) and it's relative genera [J]. *Acta Botanica Yunnan*, **27** (6): 629—638

Liang SY (梁松筠), Dai KL (载伦凯), 1992. Pollen morphology and generic phylogenetic relationships in Ophiopogonoideae (Liliaceae) [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **30** (5): 427—437

Loureiro JD, 1790. *Flora Cochinchinensis* [M]. Ulyssipone (Lisbon): Typis, et Expensis Academicis

Lotsy JP, 1911. *VorträGe über Botanische Stammesgeschichte* VI, Vol. 3 [M]. Jena: Fischer

Lu JH, Li XY, Zhou LL *et al.*, 2005. Characters of leaf epidermis and their systematic significance in *Glycyrrhiza* [J]. *Acta Botanica Yunnan*, **27** (5): 525—533

Matsuura H, Suto T, 1935. Contributions to the idiogram study in phanerogamous plants I [J]. *Journal of the Faculty of Science, Hokkaido Imperial University Ser 5, Botany*, **5** (1): 33—75

Meissner CF, 1836. *Plantarum Vascularum Genera I* [M]. Leipzig: Libraria Weidmannia, 397—406

Meisner CF, 1843. *Plantarum Vascularium Genera* [M]. Leipzig: Libraria Weidmannia, 300—310

Melchior H, 1964. *Liliaceae* [M]. *Syllabus der Pflanzenfamilien*, **2**: 512—524

Nagamatsu T, Noda S, 1964. Chromosome constitution of *Ophiopogon japonicus* [J]. *Bulletin of Osaka Gakuin University*, **3**: 185—190

Nakai T, 1936. Subdivision of Convallariaceae [J]. *Journal of Japanese Botany*, **12**: 145—150

Oinuma T, 1944. Chromosome number of *Ophipogon planiscapus* Nakai [J]. *Japanese Journal of Genetics*, **20** (4-6): 130—131

Oinuma T, 1946. Karyotype analysis of *Liriope* and *Ophiopogon* [J]. *La Kromosomo*, **2**: 71—75

Oinuma T, 1949. Cytological studies on the genus *Solanum* with special reference to the karyotypes [J]. *Japanese Journal of Genetics*, **24** (5): 182—189

Qi JH (齐建红), Tao GR (陶贵荣), Guo XJ (郭新军) *et al.*, 2008. Research progress of biological activities of *Ophiopogon japonicas* polysaccharides [J]. *Journal of Xi' an University of Arts & Sciences* (Nat Sci Ed) (西安文理学院学报: 自然科学版), **11** (1): 44—46

Radulescu D, 1973. Recherches morpho-palynologiques sur la famille Lilicaeae [J]. *Acta Botanica Horti Bucurestiensis*, **1973**: 133—248

Ren H, Pan KY, Chen ZD *et al.*, 2003. Structural characters of leaf epidermis and their systematic significance in Vitaceae [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, **41** (6): 531—544

Rodriguez H, 1933. *Flore Générale De L' Indo-China*. Vol. 6 [M]. Paris: Masson

Rudall PJ, Conran JG, Chase MW, 2000a. Systematics of Ruscaceae/Convallariaceae: a combined morphological and molecular investigation [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **134** (1-2): 73—92

Sato D, 1942. Karyotype alteration and phylogeny in Liliaceae and allied families [J]. *Journal of Japanese Botany*, **12**: 57—161

Shimotomai N, 1927. Über Störungen der meiotischen Teilungen durch niedrige Temperatur [J]. *Botanical Magazine Tokyo*, **41**: 149—160

Spach E, 1846. Histoire naturelle des végétaux, vol. 12. Paris

Takhtajan A, 1987. *Systema Magnoliophytorum* [M]. Leningrad: Nauka

Takhtajan AL, 1980. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta) [J]. *The Botanical Review*, **46**: 225—359

Tamura MN, Yamashita J, Fuse S *et al.*, 2004. Molecular phylogeny of monocotyledons inferred from combined analysis of plastid *mat*K and *rbc*L gene sequences [J]. *Journal of Plant Research*, **117** (2): 109—120

Thorne RF, 1968. Synopsis of a putatively phylogenetic classification of the flowering plants [J]. *Aliso*, **6**: 57—66

Thorne RF, 1976. *A Phylogenetic Classification of the Angiospermae* [M]. Springer

Tian XM (田新民), Zhou XY (周香艳), Gong N (弓娜), 2011. Applications of flow cytometry in plant research——Analysis of nuclear DNA content and ploidy level in plant cells [J]. *Chinese Agricultural Sciences Bulletin* (中国农学通报), **27** (9): 21—27

Wang GM (王冠明), Han LB (韩烈保), Ma XJ (马秀杰) *et al.*, 2010. Study on methods of genomic DNA extraction from lilyturf [J]. *Biotechnology Bulletin* (生物技术通报), (6): 100—106

Wang GY, Meng Y, Yang YP, 2013. Karyological analyses of 33 species of the tribe Ophiopogoneae (Liliaceae) from Southwest China [J]. *Journal of Plant Research*, **126**: 597—604

Wang GY, Meng Y, Huang JL *et al.*, 2014. Molecular Phylogeny of *Ophiopogon* (Asparagaceae) inferred from Nuclear and Plastid DNA Sequences [J]. *Systematic Botany*, **39** (3): 776—784

Wilkinson HP, 1992. Leaf anatomy of the Pittosporaceae [J]. *Botanical Journal of Linnaean Society*, **110**: 1—59

Yang HQ, Wang H, Li DZ, 2006. Micromorphological study on leaf epidermis of *Schizostachyum* and its allies (Poaceae: Bambusoideae) [J]. *Acta Botanica Yunnan*, **28** (3): 261—267

Yang YP (杨永平), Li H (李恒), 1990. Study on the taxonomic system of *Ophiopogon* [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **Supple III**: 70—89

Yang YP (杨永平), Li H (李恒), Liu XZ (刘宪章) *et al.*, 1990. Karyotype study on the genus *Ophiopogon* in Yunnan [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **Supple III**: 94—102

Zonneveld BJM, Leitch IJ, Bennett MD, 2005. First nuclear DNA amounts in more than 300 angiosperms [J]. *Annals of Botany*, **96** (2): 229—244